Bonn. zool. Beitr.	Bd. 39	H. 2/3	S. 129—145	Bonn, August 1988

Untersuchungen an Parasitoiden von Dipteren im Strandanwurf der Kieler Förde

Werner Heitland

Abstract. The biology of "sea-weed flies" has already been studied by several authors, whereas their parasitoids are virtually unknown. For this reason, larvae and pupae of *Coelopa frigida* (F.) and *Fucellia tergina* (Zett.) have been collected during 1984 at the "Kieler Förde" (FRG) in order to examine their parasitoids. Altogether, 9 parasitic Hymenoptera of the families Ichneumonidae, Braconidae, Pteromalidae, Diapriidae, Eucoilidae and one parasitic Staphylinid were reared from these two host species. Tab. 1 summarizes the parasitoids reared by former authors, whereas Tab. 2 shows the parasitoids found around Kiel and their biological characteristics. With the aid of laboratory cultures, observations were made on the biology and behaviour of the dominant parasitoid species, i. e. *Phygadeuon cylindraceus* Ruthe, *Aphaereta minuta* (Nees), *Eupteromalus fucicola* (Walk.), *Urolepis maritima* (Walk.) and of *Trichopria nigra* (Nees). Only a few individuals of *Biosteres wesmaelii* (Hal.), *Pentapleura fuliginosa* (Hal.), *Spalangia erythromera erythromera* Först., *Trichopria suspecta* (Nees) and *Aleochara algarum* Fauv. could be reared. With the exception of February, 1984, when parasitism by *A. minuta* was 46 %, rates of parasitism were quite low and increased only slowly during summer and autumn. This was probably due to storm tides in the spring which washed off parts of the hibernating host and parasite populations. Parasitism was also influenced by the composition of the wrack-beds, it being higher in dry wrack-strings than in deep, wet wrack-beds. It is suggested that parasitoids are less well adapted to the coastal environment than their hosts. Several species can also use other unpredictable habitats, such as carrion or decomposing plant material.

Key words. Wrack-beds, unpredictable resources, sea-weed flies, parasitoids.

Einleitung

Die Anwurfzone umfaßt jenen Bereich des Meeresstrandes, an dem sich die von Flut und Wellenschlag angespülten Pflanzen- und Algenmassen ansammeln. Dieser Lebensraum bietet günstige Lebensbedingungen für Kleintiere und ist sehr arten- und individuenreich. Dürkop (1934) nennt für die Kieler Förde ca. 870 Arten, von denen 99 % Tiere der Landfauna darstellen. Die Zahl der spezifischen Bewohner ist gering, ihre Individuenzahl kann aber, wie für extreme Biotope typisch, sehr hoch sein. Die Ökologie des Strandanwurfs ist insofern von Interesse, als es sich um einen linear ausgedehnten Lebensraum handelt, welcher sich, mit Unterbrechungen, weltweit über Tausende von Kilometern erstreckt. In der Regel ist er aber nur wenige Meter breit. Dazu kommt, daß der Strandanwurf zu den unvorhersagbaren Ressourcen zu rechnen ist. Vorkommen und Häufigkeit von Anwurflagen, die für die Eiablage und Larvalentwicklung geeignet sind, hängen stark von den Witterungsbedingungen und den Meeresströmungen ab.

Unter den typischen Bewohnern der Anwurfzone fallen besonders die saprophagen Dipteren auf. Deren Entwicklung wird durch den mikrobiellen Abbau der Algen-

haufen, der zu erhöhten Substrattemperaturen führt, stark begünstigt. Charakteristische Dipterenarten des Strandanwurfs sind vor allem Coelopiden, Anthomyiiden der Subfamilie Fucelliinae, sowie gewisse Sphaeroceriden. Die Biologie und Ökologie dieser „Strandfliegen" wurde mehrfach untersucht (Ardö 1957, Backlund 1945, Egglishaw 1960, Möller 1965, Remmert 1955a, 1955b, 1960a, Strenzke 1963). Meist unberücksichtigt blieben jedoch die Parasitoide dieser Anwurffliegen. Vereinzelte Angaben finden sich lediglich bei Backlund (1945) und Marshall (1979). Aus diesem Grund wurden im Jahre 1984 im Bereich der Kieler Förde Aufsammlungen von Dipteren-Larven und -Puparien durchgeführt und auf Parasitoiden untersucht. Um die Biologie und Ökologie der wichtigsten und häufigsten Parasitoiden näher abzuklären, wurden zusätzlich Laborzuchten und Parasitierungsversuche durchgeführt.

Material und Methoden

Die Probennahmen im Bereich der Kieler Förde erstreckten sich von Anfang Januar bis Ende September 1984. In diesem Zeitraum wurden regelmäßig Dipteren-Puparien und, wenn vorhanden, Larven von *Fucellia tergina* (Zett.) und *Coelopa frigida* (F.) gesammelt. Da hauptsächlich Puparien von *F. tergina* und nur vereinzelt solche von *C. frigida* gefunden wurden, beziehen sich die Parasitierungsraten aus Freilandproben, wenn nicht anders angegeben, auf *F. tergina*. Weil Strandanwurf nur sehr sporadisch anzutreffen war und häufig wieder abgetragen wurde, konnten nur in unregelmäßigen Zeitabständen Aufsammlungen durchgeführt werden.

Die Anreicherung der Puparien erfolgte durch Aufspülen von Algensubstrat und der darunter liegenden Sandschicht, wonach die aufschwimmenden Tönnchen mit einem kleinen Sieb abgeschöpft werden konnten. Larven wurden, zusammen mit dem Algensubstrat, ins Labor überführt und dort angereichert. Um die Entwicklungsdauer der Dipteren und ihrer Parasitoiden zu erfassen, wurden die Larven und Puparien bei verschiedenen Temperaturen (teils in Einzelzucht) unter definierten Lichtbedingungen in Klimaschränken weitergezüchtet. Unter Verwendung der ausschlüpfenden Imagines wurde eine Laborzucht aufgebaut, um Fliegen-Larven oder Puparien als Wirte anbieten zu können. Diese Zuchten erfolgten in Plastikdosen, deren Boden mit einer 2 cm hohen Sandschicht bedeckt war. In einer offenen Petrischale als Unterlage wurden den Dipteren-Weibchen Grünalgen (*Ulva* oder *Enteromorpha*) als Eiablagesubstrat angeboten. Dieses Algenmaterial stammte aus dem Freiland und wurde bis zur Verwendung tiefgefroren aufbewahrt. Nach dem Auftauen erfolgte eine Beimpfung mit älterem Material, um den Fäulnisprozeß schneller einzuleiten. Da sich die meisten Larven im Sand verpuppten, konnten die Tönnchen zur weiteren Verwendung leicht aus diesem ausgewaschen werden.

Schlüpfende Parasitoiden-Imagines mußten für die Weiterzucht längere Zeit gehalten werden. Die Aufbewahrung erfolgte in kleinen Plastikdosen oder Petrischalen, deren Boden mit feuchtem Zellstoff bedeckt war. Als Nahrung erhielten sie zerkleinerte, angefeuchtete Rosinen, die von allen Arten gut angenommen wurden. Zur Zucht wurden Dipteren-Larven im Algensubstrat als Wirte angeboten bzw. eine definierte Zahl von Puparien den Parasitenweibchen vorgelegt.

Die Dipteren des Strandanwurfs

Neben der dominierenden Gattung *Fucellia* (Anthomyiidae) finden sich, als an die Anwurfzone angepaßte Arten, vor allem noch mehrere Coelopidae aus den Gattungen *Coelopa* und *Malacomyia*. Häufig sind ferner Vertreter der Helcomyzidae (*Heterocheila* = *Oedoparea*), der Sepsidae (*Orygma*), der Sphaeroceridae (*Thoracochaeta* spp.) sowie der Scathophagidae (*Scathophaga* [= *Scopeuma*]). Im Untersuchungsge-

biet konnten nur *Coelopa frigida* (F.), *Fucellia tergina* (Zett.), *Fucellia fucorum* (Fallén) sowie *Thoracochaeta* spp. nachgewiesen werden. Da *F. fucorum* nur in wenigen Exemplaren auftrat, wird im weiteren nur auf *C. frigida* und *F. tergina* eingegangen. Die sehr kleinen Larven und Puparien von *Thoracochaeta* wurden, obwohl häufig, nicht weiter untersucht.

Coelopa frigida (Fabricius)

Schon die äußere Erscheinung der „Tangfliegen" weist auf ihre starke Bindung an den Strandanwurf hin. Die Imagines sind dorsoventral abgeflacht und finden sich weniger auf als vielmehr im Strandanwurf (Remmert 1961). Auffällig ist die starke Thigmotaxis der Tiere. Zwar sind sie flugfähig, doch versuchen sie bei Störung meist laufend zu flüchten, um sich in engen Spalten und Ritzen zu verkriechen. Die Morphologie der Extremitäten und der Flügelgelenke als weitere Anpassungen an diesen Lebensraum werden bei Remmert (1960a, 1960b) diskutiert. Die Eier werden in den tieferen Anwurflagen abgelegt. Dort überstehen sie auch längere Überflutungen (Remmert 1960a, Dobson 1976). Unter Laborbedingungen schlüpfen die Eier innerhalb etwa 21 h. Die 3 Larvenstadien werden innerhalb 22, 24 bzw. 97 Stunden durchlaufen, und das Puparium- bzw. Puppenstadium währt 95 Stunden. Dies ergibt eine Entwicklungsdauer vom Ei bis zur Imago von insgesamt 11 Tagen (Thompson 1951).

Coelopa frigida bevorzugt größere Anwurfhaufen mit einem eigenständigen Mikroklima. Durch bakterielle Zersetzung des Substrates kann die Temperatur hier stark ansteigen. Dobson (1974) beschreibt winterliche Situationen mit Lufttemperaturen im Minusbereich, bei denen er in 12 bis 25 cm Tiefe Imagines und Larven in einer Umgebungstemperatur von bis zu 40 °C vorfand. Diese hohen Substrattemperaturen könnten erklären, warum *C. frigida* gefrierempfindlich ist. Aus dem Freiland eingebrachte überwinternde Imagines wiesen einen mittleren Unterkühlungspunkt von —9.8 °C auf. Dieser änderte sich nicht weiter, wenn die Tiere längere Zeit bei +3 °C gehalten wurden (Montigny, mdl. Mitt.).

Nach Remmert (1965) findet man bei *C. frigida* 2 jahreszeitliche Häufigkeitsmaxima zu Anfang und Ende des Winters. Auch im Untersuchungsgebiet konnten während der Wintermonate zahlreiche Imagines gefunden werden, doch war die Anzahl der Jugendstadien relativ gering. Dies dürfte mit der Art des Anwurfs zusammenhängen. An der Kieler Förde dominierte im Winter *Zostera*-Anwurf, der aber nur langsam bakteriell abgebaut wird und als Brutsubstrat ungeeignet ist. Auch im Labor konnte *C. frigida* nie auf *Zostera* gezüchtet werden. Zwar erfolgte eine Eiablage, doch starben die L1-Stadien schon nach kurzer Zeit ab. Am geeignetesten erwiesen sich Braun- und Grünalgen, eingeschränkt auch Rotalgen. Zum Frühjahr hin verließen alle *C. frigida*-Imagines ihre Verstecke und konnten im Fluge beobachtet werden. Größere Wanderflüge wurden besonders von englischen Küsten gemeldet (Egglishaw 1961; Dobson 1974). Dobson unterscheidet "mass flights", bei denen die Tiere nur kurzfristig auffliegen, von "mass migrational flights", bei denen die Fliegen über große Strecken entlang der Küstenlinie wandern können. Im Untersuchungsgebiet müssen zwischen dem 28. 3. und 7. 4. 1984 ähnliche Wanderflüge stattgefunden haben, da von Mitte April bis Ende Juni keine Imagines auftraten. Erst ab Juli nahm ihre Zahl wieder langsam zu.

Fucellia tergina (Zetterstedt)

Nach Hennig (1976) kennt man 5 Arten der Gattung *Fucellia*, doch konnten nur *Fucellia tergina* und *Fucellia fucorum* im Untersuchungsgebiet nachgewiesen werden. Die Imagines sind im Gegensatz zu denen von *C. frigida* nicht im Winter zu finden. *F. tergina* überwintert ausschließlich in Form von Puparien. Die ersten Imagines traten an der Kieler Förde Ende März auf, die ersten Larven ab Mitte April. Die Imagines von *F. tergina* sind in ihrer Verbreitung nicht so streng an den Anwurf gebunden. Sie fanden sich im gesamten Strandbereich, oft auf Blüten von Meerkohl (*Crambe maritima*).

Bietet man frisch geschlüpften Imagines Wasser und eine Zuckerlösung an, so leben sie bei Raumtemperatur 2—3 Monate. Die Eier wurden nur in den oberen Schichten des Anwurfs abgelegt, wo auch die Larven am häufigsten gefunden wurden. Unter Laborbedingungen erfolgte die erste Eiablage bei 20 °C ca. 5 Tage, bei 15 °C etwa 9 Tage nach dem Schlüpfen. Bei 10 °C konnte keine Eiablage beobachtet werden.

Die Entwicklungszeit vom Ei bis zur Imago beträgt bei 20 °C zwischen 19 und 23 Tagen, wobei die Eier 2 Tage und die Larven 8—10 Tage zur Entwicklung benötigen. Aus den Puparien schlüpfen nach 9—11 Tagen die Imagines. Bei einer durchschnittlichen Temperatur von 15 °C liegt die Entwicklungsdauer bei 31—43 Tagen, bei in 10 °C verbrachten Zuchten zwischen 68 und 95 Tagen. *F. tergina* war die dominierende Fliegenart der Sommermonate. War genügend Anwurf vorhanden, so konnten innerhalb kürzester Zeit große Mengen Larven nachgewiesen werden. Bei zu starkem Larvenauftreten kann es zu intraspezifischer Konkurrenz kommen. Mehrfach konnte in Laborzuchten beobachtet werden, wie die Puparien frisch verpuppter Larven von anderen Larven aufgebissen und gefressen wurden. Auch Berner (1948) beobachtete, daß bei *Fucellia*-Larven Kannibalismus auftreten kann. Diese intraspezifische Konkurrenz scheint aber nur bei extremem Nahrungsmangel eine Rolle zu spielen. Dabei nimmt in der Regel die Durchschnittsgröße der Tönnchen und Imagines mit der Abnahme des Algenangebots ab. Die Puparien findet man weniger im Anwurf selbst, sondern sehr oft eingegraben in den darunter gelegenen Sandschichten. Die Tendenz sich einzugraben scheint aber vom Zustand des Anwurfs abzuhängen. In Anwurfschichten, die trockener und lockerer aufgebaut waren und die zusätzlich noch viele leere Muschelschalen enthielten, nahm der Anteil der Puparien im Substrat stark zu. Der Vorteil des Eingrabens liegt in einem Schutz vor Abspülung und vor Puppenparasiten. *F. tergina* entwickelte sich im Untersuchungsgebiet auch in reinem Rotalgen-Anwurf, was im Gegensatz zu den Beobachtungen von Remmert (1965) steht. Nach diesem Autor sollen Rotalgen u. a. für *Coelopa* und *Fucellia* giftig sein.

Die Parasiten der Strandanwurf-Fliegen

Hauptziel der Untersuchung war es, den Parasitoidenkomplex der Strandfliegen zu erfassen. Zwar wurden von einigen Autoren teilweise hohe Parasitierungsraten beobachtet (Backlund 1945, Marshall 1979), doch finden sich so gut wie keine Angaben zur Biologie der einzelnen Arten. Bei den bisher gezogenen Parasitoiden handelt es sich, mit Ausnahme des Staphyliniden *Aleochara algarum* Fauv., um Hymenopteren

aus den Familien der Ichneumonidae, Braconidae, Pteromalidae, Diapriidae und Eucoilidae. Tab. 1 faßt die in der Literatur gefundenen Zuchtnachweise zusammen.

Tabelle 1: Parasitoiden, die bereits früher aus Strandfliegen gezogen wurden.

Familie	Art	Wirt	Autor
Ichneumonidae	*Gelis* sp.	*Scathophaga litorea*	Backlund 1945
	Phygadeuon cylindraceus Ruthe	*Fucellia fucorum*	Horstmann 1970
	Phygadeuon cylindraceus Ruthe	*Scathophaga litorea*	Horstmann 1970
	Phygadeuon cylindraceus Ruthe	*Scathophaga stercoraria*	Horstmann 1970
	Phygadeuon cylindraceus Ruthe	*Spathiophora hydromyzina*	Baines et al. 1949
Braconidae	*Aphaereta* sp.	*Orygma luctuosum*	Marshall 1979
	Aphaereta sp.	*Thoracochaeta zosterae*	Marshall 1979
	species indet.	*Orygma luctuosum*	Backlund 1945
Pteromalidae	*Isocyrtus* sp. (?)	*Orygma luctuosum*	Backlund 1945
	Eupteromalus sp.	*Orygma luctuosum*	Marshall 1979
Diapriidae	*Platymischus dilatatus* Westw.	*Orygma luctuosum*	Backlund 1945
	Platymischus dilatatus Westw.	*Orygma luctuosum*	Marshall 1979
	Platymischus dilatatus Westw.	*Orygma luctuosum*	Nixon 1980
	Phaenopria cameronii Kieff.	*Heterocheila buccata*	Backlund 1945
	Trichopria agromyzae Fitch	*Thoracochaeta seticosta*	Marshall 1979
	Trichopria agromyzae Fitch	*Thoracochaeta zosterae*	Marshall 1979
	Trichopria laticeps Kieff.	*Thoracochaeta zosterae*	Backlund 1945
Eucoilidae	*Kleidotoma brevicornis* Thoms.	*Coelopa frigida*	Backlund 1945
	Kleidotoma pygmaea Dahlb.	*Fucellia* sp.	Backlund 1945
	Kleidotoma sp.	*Thoracochaeta brachystoma*	Marshall 1979
	Kleidotoma sp.	*Thoracochaeta seticosta*	Marshall 1979
Staphylinidae	*Aleochara algarum* Fauv.	*Orygma luctuosum*	Backlund 1945

Die im Bereich der Kieler Förde gezogenen Arten werden in Tab. 2 dargestellt. Dabei handelt es sich nur um solche Arten, die eindeutig aus Larven bzw. Puparien von *F. tergina* oder *C. frigida* gezogen wurden. Nicht berücksichtigt wurden zum Beispiel *Gelis*-Arten (Ichneumonidae), die zwar Anfang August auf dem Anwurf vorkamen, sich aber auf keinem Entwicklungsstadium von *F. tergina* und *C. frigida* züchten ließen.

Tabelle 2: Übersicht der an der Kieler Förde gezüchteten Parasitoiden-Arten und ihre Lebensweise am Wirt. F: *Fucellia* C: *Coelopa* T: *Thoracochaeta* S: andere Strandfliegen-Gattungen D: andere saprophage und phytophage Dipteren — Literaturbefunde in Klammern.

Familie	Gattung, Art	Endop./ Ektop.	solitär/ gregär	Befallene Stadien	Labor-zucht	Freiland-Wirte
Ichneumonidae	*Phygadeuon cylindraceus*	ekto	solitär	Puppen	F, C	F, C
Braconidae	*Aphaereta minuta*	endo	gregär	Larven	F, C, T	F, C, (T), (D)
	Biosteres wesmaelii	endo	solitär	Larven	—	F, (D))
	Pentapleura fuliginosa	endo	solitär	Larven	—	F, (D)
Pteromalidae	*Eupteromalus fucicola*	ekto	solitär	Puppen	F, C, T	F, C, (T)
	Spalangia erythromera	ekto	solitär	Puppen	—	F, (D)
	Urolepis maritima	ekto	solitär	Puppen	F, C	F, C, (D)
Diapriidae	*Trichopria nigra*	endo	gregär	Puppen	F, C	F, C, (D)
	Trichopria suspecta	endo	?	Puppen	—	F
Staphylinidae	*Aleochara algarum*	ekto	solitär	Puppen	—	F, C, (S)

Phygadeuon cylindraceus Ruthe (Ichneumonidae)

Die Schlupfwespe *P. cylindraceus* ist ein solitärer Tönnchenparasitoid, deren Larven sich ektoparasitisch von den Wirtspuppen ernähren. In den Proben vom Februar 1984 war diese Art mit einer absoluten Parasitierung von 2—6 ‰, nach *Aphaereta minuta*, am häufigsten vertreten.

Die ersten Imagines traten im Freiland Mitte April auf. Nach Horstmann (1970) sollen sie überwintern. *P. cylindraceus* gehört von den untersuchten Parasiten zu den besten Fliegern. Horstmann fand sie auch im unbewachsenen Watt der Nordseeküste vertreten (42 % aller dort gefangenen Ichneumoniden). Die 3.4—5.3 mm langen Imagines konnten bei Raumtemperatur 18—31 Tage am Leben erhalten werden. Mit maximal 42 Tagen lebten die Tiere bei 15 °C und 12.5 °C am längsten. Die Männchen starben in der Regel einige Tage vor den Weibchen ab. Die Paarung erfolgt unmittelbar nach dem Schlüpfen, wobei ein Männchen mehrere Weibchen begatten kann. Ein einmal begattetes Weibchen wehrt aber weitere Männchen ab. Der erste beobachtete Anstich der Wirtstönnchen erfolgte unter Laborbedingungen 18—24 Stunden nach der Paarung. Bei 15 °C fanden die ersten Parasitierungen 5—8 Tage, bei 12.5 °C 8—11 Tage nach der Paarung statt, bei 10 °C konnten keine Anstiche mehr beobachtet werden. Das Anbohren der Tönnchen erstreckte sich, je nach dem Sklerotisierungsgrad der Wirtspuparien, über 5—25 Minuten. Die Eier wurden außen am Kopf, Abdomen, oder an den dünnhäutigen Extremitäten der Wirtspuppe abgelegt. Die milchigen, gelblich-weißen Eier (L: 0.5—0.6 mm, B: 0.15—0.2 mm) sind länglich oval geformt, wobei ein Ende erheblich breiter als das andere ist.

Die Junglarven schlüpften unter Laborbedingungen nach 48 Stunden (L: 0.7mm, B: 0.2 mm). Sie ernährten sich von der Hämolymphe ihrer Wirte, indem sie mit ihren Mandibeln winzige Löcher in die Puppenhaut bissen und die austretende Flüssigkeit aufnahmen. Nach einigen Tagen war die Puppe von kleinen braunen Bißstellen übersät. Auf diese Weise wurde die Wirtspuppe fast vollständig verwertet. Die Altlarven spannen sich kurz vor der Verpuppung einen Kokon, der die Innenwand des Wirts-Tönnchens auskleidete. Für die Ausbildung des Kokons scheint das Tönnchen als Ummantelung obligatorisch zu sein. Wurde das Tönnchen von der Wirtspuppe entfernt, so entwickelten sich die abgelegten Eier von *P. cylindraceus* zwar noch bis zur Altlarve, eine Verpuppung fand in den meisten Fällen jedoch nicht mehr statt. Lediglich zwei Larven verpuppten sich, allerdings ohne Ausbildung eines Kokons, und ergaben nur verkümmerte Imagines, die nach wenigen Tagen abstarben. Die Imagines von *P. cylindraceus* schlüpften aus den Wirtspuparien, indem sie ein fast rundes Loch mit einem Durchmesser von ca. 1 mm in die Tönnchenwandung bissen. Diese Schlupföffnung befand sich meist im vorderen Drittel des Wirtstönnchens. Von 40 parasitierten Puparien schlüpften nur in 2 Fällen die Parasitoiden am Hinterende des Wirtspupariums. Im Freiland können die durch *P. cylindraceus* parasitierten, aber bereits verlassenen Puparien an Hand der großen Schlupföffnung und des Kokons von anderen parasitierten Tönnchen unterschieden werden (Abb. 2).

Unter Laborbedingungen neigte *P. cylindraceus* zu Superparasitierung. Wurde einem Weibchen alle 24 Stunden nur ein Wirtspuparium angeboten, so legte es in dieses meist 6—8 Eier ab. Bei einem Angebot von 10 Tönnchen/24 h fanden sich bei den Sektionen maximal 1—3 Eier je Wirt. Trotzdem ist *P. cylindraceus* streng solitär.

Es konnte nie mehr als ein Parasitoid pro Wirtspuparium gezogen werden. Vielmehr fand eine aggressive, intraspezifische Konkurrenz statt, die nicht auf das L1-Stadium beschränkt war. Wurden auf einer freigelegten Wirtspuppe verschieden alte Parasitoiden-Larven als Nachkommen desselben Weibchens vereinigt, so überlebte stets die ältere Larve.

P. cylindraceus parasitierte pro Tag nur relativ wenige Wirte. Bei einem Angebot von 5 Puparien/Tag wurden 3—5, bei einem solchen von 20 Wirten 5—6 Wirtstönnchen befallen. Die Wirtsfindung von *P. cylindraceus* ist davon abhängig, daß die Wirts-Puparien leicht zugänglich sind. Wurden die Puparien in Laborzuchten mit einer 2—3 mm dicken Sandschicht bedeckt, so konnten sie durch die Parasitoiden-Weibchen nicht befallen werden. Auch wurden nie Imagines aus Freiland-Puparien gezogen, die im Sand vergraben waren. In Laborzuchten ließ sich *P. cylindraceus* sowohl auf *F. tergina*- als auch auf *C. frigida*-Puparien züchten. Die Zucht auf *Thoracochaeta zosterae* (Haliday) gelang nicht, wohl auf Grund der zu geringen Größe dieser Fliegenart.

Aphaereta minuta (Nees) (Braconidae, Alysiinae)

Neben *Pentapleura fuliginosa* war *Aphaereta minuta* die einzige Alysiinen-Art, die im Untersuchungsgebiet aus Strandfliegen gezogen wurde. Eine Beschreibung der Imagines findet sich bei Fischer (1967). *A. minuta* ist eine in Europa weit verbreitete Art, die nicht nur auf Strandfliegen schmarotzt, sondern auch aus verschiedenen Calliphoriden und Anthomyiiden gezogen wurde.

Es handelt sich um einen gregären Larven-Endoparasitoiden, der aber erst aus den Dipterenpuparien schlüpft. Am häufigsten waren dabei 2 bis 4 Parasiten/Wirt vertreten (Abb. 1); ihre Zahl konnte aber bis auf maximal 14 ansteigen. Die Weibchen können mit Hilfe ihres Legebohrers Wirtslarven im Algensubstrat lokalisieren. Dazu laufen sie über den Anwurf und bohren ihren Legebohrer in die Algen ein. Haben sie eine Wirtslarve gefunden, so erfolgt der eigentliche Anstich. *A. minuta* parasitiert alle drei Larvenstadien. Der Ort des Anstichs ist nur bei sehr jungen Wirtslarven in Form von kleinen braunen Stellen erkennbar. Finden sich bei den jungen Larvenstadien diese Anstichstellen über den ganzen Körper verteilt, so beobachtet man bei älteren, daß der hintere Teil der Larven beim Anstich bevorzugt wird. Oft erfolgt die Eiablage zwischen den Hinterstigmen.

Die Zahl der abgelegten Eier scheint sich nach der Größe des Wirtes zu richten. Hierzu wurden 25 Wirtslarven (L1- und L2-Stadien) für 24 Stunden mit 20 Parasitoiden-Weibchen zusammengeführt. Dabei wurden die L1-Stadien mit 0—4 und die L2-Stadien mit 5—7 Eiern pro Wirt belegt.

Eine Larve kann von mehreren Weibchen attackiert werden. In einem Fall wurde eine L3 gleichzeitig von drei *Aphaereta*-Weibchen parasitiert. Der Anstich des Wirtes führt zu einer sofortigen, 5—10 Minuten dauernden Paralyse. In dieser Zeit kann er mehrfach angestochen und belegt werden. Zumindest bei jungen Wirtslarven finden sich die Eier immer in der Nähe der Tracheenstämme, teilweise haften sie sogar an diesen. Die jungen Parasitoidenlarven entwickeln sich in einem Trophamnion, schlüpfen aber erst 1—3 Tage nach der Verpuppung des Wirtes. Die Wirtspuppe wird nun vollständig verwertet, selbst wenn nur eine Parasitoidenlarve vorhanden ist. Nach Evans (1933) soll *A. minuta* 3 Larvenstadien besitzen. Es ist nicht bekannt,

Abb.1: *Aphaereta minuta*: Anzahl der Parasitoiden pro Wirts-Puparium (*Fucellia tergina*). Kieler Förde, Februar 1984 (N = 314).

inwieweit eine intraspezifische Konkurrenz an *A. minuta* auftritt. Auffallend ist, daß *A. minuta*-Individuen in ihrer Imaginalgröße sehr variabel sind und sich diese Größe stark nach dem Grad der Wirtsbelegung und der Wirtsgröße richtet. Zusammen mit der Beobachtung, daß sich die Eizahl/Wirt nach der Größe des Wirtes richtet, scheint eine intraspezifische Konkurrenz jedoch abgeschwächt zu sein.

Die Imagines von *A. minuta* schlüpfen aus ihren Wirtspuparien, indem sie von innen her ein Loch in die Tönnchen beißen. Meistens erfolgt dies im vorderen Drittel des Pupariums, wobei in der Regel alle Parasitoiden des Tönnchens dann die gleiche Schlupföffnung benutzen. Dies dürfte auch der Grund sein, warum alle Parasitoiden eines Wirtspupariums, unabhängig von ihrer Anzahl, zum Vorderende des Wirtes ausgerichtet sind. Von 53 Fällen war lediglich in einem Fall eine von 5 Parasitoidenpuppen zur anderen Seite hin gerichtet. Die Schlupföffnungen (Abb. 2) sind unregelmäßig, wodurch sie sich von denen anderer Parasitoiden deutlich unterscheiden. Griffiths (1964) sieht in den typischen, exodonten Mandibeln der Alysiinen eine Anpassung, um sich aus den cyclorrhaphen Fliegentönnchen zu befreien. Eine zusätzliche Funktion der exodonten Mandibeln wird deutlich, wenn man berücksichtigt, daß sich ein Teil der befallenen Wirtslarven zur Verpuppung in den Sand eingräbt. In Glasröhrchen, in denen parasitierte Wirtspuparien mit einer 2 cm hohen Sandschicht überdeckt wurden, kann man beobachten, wie sich die Imagines mit Hilfe der Mandibeln einen Weg nach oben graben. Eventuell vorhandene Geschwister folgen dabei dem ersten Tier, welches die Hauptarbeit leistet. Meist schlüpfen die Parasitoiden eines Wirtspupariums innerhalb weniger Minuten.

a b c d
1 mm

Abb. 2: Schlupföffnungen von *Aphaereta minuta* (a), *Phygadeuon cylindraceus* (b), *Eupteromalus fucicola* (c) und *Trichopria nigra* (d) in Puparien von *Fucellia tergina.*

Die Paarung erfolgt unmittelbar nach dem Schlüpfen. Häufig werden Weibchen schon von ihren männlichen Geschwistern begattet, bevor sie das Puparium verlassen haben. Diesen Geschwisterpaarungen („sib-mating") wird von Askew (1968) im Zusammenhang mit Überlegungen zum Speziationsprozeß bei Erzwespen (Chalcidoidea) eine große Bedeutung beigemessen. „Sib-mating" führt zu hohen Inzuchtraten und ist neben der arrhenotok-parthenogenetischen Fortpflanzung eine Voraussetzung für die weite Verbreitung sympatrischer Speziationsprozesse bei parasitoiden Mikrohymenopteren. Ein Männchen kann in kurzer Zeit mehrere Weibchen begatten. Ein einmal begattetes Weibchen wehrt weitere Männchen ab. Die Imagines konnten unter Laborbedingungen, bei Anbieten von feuchten Rosinen, bis zu 5 Wochen am Leben gehalten werden, wobei die Männchen 1—2 Wochen früher abstarben als die Weibchen. Die ersten Anstiche erfolgten 1—2 Tage nach Schlüpfen der Imagines, bei 10° C erst nach 7 Tagen. Wie ihre Wirte, so ist auch *A. minuta* in der Lage, bei

tiefen Temperaturen lange in den Wirtspuparien zu überdauern. Aus Proben, die über 9 Monate bei 5 °C gehalten wurden, schlüpften nach Überführung ins Labor immer noch Parasitoide. Das Schlüpfen war bei allen Temperaturen deutlich mit dem der Wirte synchronisiert. In keinem Fall schlüpften die Schmarotzer vor ihren Wirten.

A. minuta läßt sich in Laborzuchten auch auf *C. frigida* züchten. Eine Zucht auf *Drosophila* spp., *Chrysomya varipes* (Macq.) (Calliphoridae) und *C. rufifacies* (Macq.) gelang nicht. Zwar erfolgten bei den *Chrysomya*-Arten Anstichversuche, jedoch keine Eiablagen. Möglicherweise wurde eine erfolgreiche Eiablage durch die dicke Cuticula oder die heftigen Abwehrbewegungen dieser großen Maden verhindert. Evans (1933) beobachtete Anstiche nur bei den ersten beiden Larvenstadien von Calliphoriden. Selbst bei einem erfolgreichen Anstich erscheint das Schlüpfen der Parasitoiden-Imagines fraglich, da die Puparien dieser Arten sehr hart sind. So konnte Wingo (1970) zeigen, daß bei *A. pallipes* (Say) der Schlupferfolg stark von der Dicke des befallenen Pupariums abhängt.

Eupteromalus fucicola (Walker) (Pteromalidae)

Bei *E. fucicola* handelt es sich um einen solitären Tönnchenparasitoiden, der sich ektoparasitisch von den Wirtspuppen ernährt. In England sind die Imagines dieser Art von Ende Juni bis September (gelegentlich Oktober) an den Küsten vertreten (Graham 1969). Im Untersuchungsgebiet konnten nur wenige Adulte gefangen werden. Diese hielten sich bevorzugt im trockeneren, lockeren Anwurf auf. In den Freilandproben vom Februar 1984 war *E. fucicola* mit einer absoluten Parasitierung von 0.3—2 % vertreten. Im Frühjahr und Sommer 1984 konnte keine Parasitierung nachgewiesen werden; diese stieg erst wieder im Spätsommer auf maximal 2 % an. Parasitierte Puparien fanden sich nie in den nassen Anwurflagen, sondern nur in den trockeneren Bereichen, wo die Wirtspuparien für die Parasitenweibchen leichter zugänglich waren. Im Sand eingegrabene Wirtspuparien waren ebenfalls nicht parasitiert. Frisch geschlüpfte Imagines konnten bei Raumtemperatur 22—35 Tage gehalten werden. Bei 15 °C lebten die Tiere maximal 57 Tage, bei 10 °C 83 Tage. Auch hier starben die Männchen einige Tage früher als die Weibchen ab.

E. fucicola konnte im Labor sowohl auf Puparien von *F. tergina* und *C. frigida* als auch auf *T. zosterae* gezüchtet werden. Sie paarten sich innerhalb von 24 h nach dem Schlüpfen. Der erste Anstich der Wirte erfolgte bei Raumtemperatur 1—2 Tage nach der Paarung. Im Gegensatz zu *P. cylindraceus* findet eine Parasitierung der Wirte auch noch bei 10 °C statt, allerdings erst nach einer Präovipositionsperiode von 17—19 Tagen. Das Anbohren des Wirtstönnchens kann an der ganzen Oberseite erfolgen, bevorzugt aber an den beiden Enden. Zunächst wird das Puparium mit den Fühlern systematisch abgetastet, wobei auch der Legebohrer mehrmals angesetzt wird, ohne aber die Bohrung zu vollenden. Hat das Weibchen eine geeignete Stelle gefunden, so erfolgt der eigentliche Anstichvorgang. Dieser erstreckt sich, einschließlich der Eiablage, über 5—10 Minuten, kann aber auch länger als 60 Minuten dauern und hängt stark vom Sklerotisierungsstadium des Wirtstönnchens ab. Oft lag die Anstichstelle in den Intersegmentalbereichen des Tönnchens. In einigen Fällen setzte das Weibchen nach der Eiablage seinen Legebohrer erneut kurz rund um die Bohr-

stelle an. Dabei handelt es sich möglicherweise um eine Markierung des Npupariums zur Vermeidung einer Superparasitierung.

Einige *Eupteromalus*-Weibchen betrieben ein „host feeding". In solchen Fällen dauerte das Anbohren des Wirtes länger als üblich. Nach Herausziehen des Legebohrers trat ein Tropfen Hämolymphe aus, den das Parasitoiden-Weibchen aufleckte. Dieses „host feeding" scheint aber nicht obligatorisch zu sein, da es nicht bei allen untersuchten Weibchen zu beobachten war. Meist parasitierten die Weibchen kurz darauf ein anderes Wirtspuparium, auf dem dann die eigentliche Eiablage erfolgte. In einem Fall wurden die Eier auch auf dem Puparium abgelegt, auf dem das „host feeding" stattgefunden hatte.

Bei jedem Anstich wurden 1—3 Eier abgelegt. Ein Puparium konnte auch mehrmals angestochen und mit Eiern belegt werden. Ob mehrere Weibchen das gleiche Puparium parasitieren, konnte nicht ermittelt werden. Die Eier sind, ähnlich denen von *P. cylindraceus*, spitz oval und milchig-weiß gefärbt, aber nur 0.4 mm lang und 0.2 mm breit und werden ohne irgendwelche Verankerungsmechanismen auf der Puppe abgelegt. Die Larven ernähren sich auf die gleiche Weise wie jene von *P. cylindraceus*. Sie lassen sich leicht von *Aphaereta*- und *Phygadeuon*-Larven unterscheiden, da ihr Körper stark milchig-weiß getrübt ist und die inneren Organe nur schwach durch die Cuticula scheinen. Die Fettkörperzellen sind über den ganzen Körper verteilt und weisen keine regelmäßige Anordnung auf.

Die Larvalentwicklung kann bei *E. fucicola* wesentlich besser als bei *P. cylindraceus* beobachtet werden, da sich die Larven der Erzwespe leichter auf Wirtspuppen ziehen lassen, deren Tönnchen entfernt wurde. Die Altlarven verpuppten sich in den meisten Fällen ohne Vorhandensein eines Tönnchens auf der braunen, matschigen Wirtspuppe. Bei *E. fucicola* wird die Wirtspuppe nie ganz verwertet. Bei 20 °C betrug die Entwicklungsdauer vom Ei bis zum Schlüpfen der Imagines 16—20 Tage, bei 15 °C 36—38 Tage. Bei 10 °C entwickelten sich zwar die Eier innerhalb von 6—7 Wochen bis zur Altlarve, doch schlüpften keine Imagines. Daraus kann gefolgert werden, daß *E. fucicola* als Altlarve oder Puppe überwintert. Aus den Freilandproben schlüpfte stets nur ein Parasitoid pro Wirtspuparium. Wurden den Weibchen in Laborzuchten nur wenige Wirte über längere Zeit angeboten, so nahm der Anteil von 2 überlebenden Parasitoiden/Wirtspuparium stark zu. Danach wäre *E. fucicola* ein potentiell gregärer Parasit, bei dem eine intraspezifische Konkurrenz zwischen den Larvenstadien nicht so stark ausgeprägt ist wie bei *P. cylindraceus*. In den Laborzuchten machte sich eine auffallend hohe Mortalität bemerkbar, die bis auf 70 % ansteigen konnte. Dies dürfte im Zusammenhang mit der nicht vollständig verwerteten Wirtspuppe stehen, die sehr leicht verpilzt und stark verjaucht. Die Verflüssigung der Wirtspuppen bewirkt, daß die schlüpfenden Parasitoiden häufig regelrecht in dem Wirtspuparium „ertrinken". *E. fucicola* kann über längere Zeit Wirte befallen. Ein Weibchen, dem alle 24 Stunden 5 Wirtspuparien angeboten wurden, parasitierte diese auch noch am 24.—28. Tag des Tests.

E. fucicola kann nicht nur auf Dipterenpuppen schmarotzen, sondern ist auch ein fakultativer Hyperparasit von *A. minuta*. So wurde in Laborzuchten ein Tönnchen von *F. tergina*, in dem sich 4 Puppen von *A. minuta* befanden, mit 4 Eiern belegt, jede *Aphaereta*-Puppe mit jeweils einem Ei. In einem anderen Fall enthielt ein *Fucellia*-Tönnchen 6 *Aphaereta*-Puppen und 2 Altlarven von *E. fucicola*. 4

Aphaereta-Puppen wurden von *Eupteromalus* gefressen, die beiden anderen schlüpften 2 Tage vor den beiden *Eupteromalus*-Individuen. Dies ist nicht nur ein Labor-Artefakt, sondern kann auch im Freiland auftreten. So fand sich bei Sektionen ein *Fucellia*-Tönnchen, welches jeweils eine Imago von *A. minuta* und *E. fucicola* enthielt, die allerdings nicht geschlüpft waren.

Urolepis maritima (Walker) (Pteromalidae)

U. maritima konnte nur in wenigen Exemplaren aus Freiland-Puparien von *F. tergina* gezogen werden. Auch diese Art ist ein solitärer Tönnchenparasit, der ektoparasitisch auf den Wirtspuppen schmarotzt. Die Imagines schlüpften in Laborzuchten 3—4 Wochen nach der Eiablage. Die Schlupföffnungen gleichen denen von *E. fucicola*. Sie sind von runder Form, mit einem Durchmesser von ca. 0.9 mm, und können nicht ohne weiteres von *Eupteromalus*-Schlupflöchern unterschieden werden. Eine Trennung war nur dann möglich, wenn die Puppenhaut des Parasitoiden, besonders Teile der Fühler, im Tönnchen verblieben. Die Enden der *Urolepis*-Antennen sind dicker ausgebildet als die von *E. fucicola*. Ähnlich wie bei *E. fucicola* traten die Imagines von *U. maritima* im Untersuchungsgebiet nur in solchen Anwurfbereichen auf, die trockener und lockerer, bzw. mit Miesmuschel-Schalen vermischt waren. Auch diese Art scheint nur selten zu fliegen, meist flüchten die Tiere laufend oder springend. *U. maritima* wurde in England, Irland, Dänemark, Schweden, Deutschland, Rumänien und der Tschechoslowakei nachgewiesen (Graham 1969). Nach dem gleichen Autor wurde diese Art im Binnenland aus Puparien von *Themira putris* (L.) (Sepsidae) und aus solchen von Ephydriden im Anspülicht von Wasserlinsen und Algenfarn gezogen. Dabei traten die Imagines im Mai und August—September auf.

Sonstige Parasitoide

In diesem Abschnitt werden alle jene Arten aufgeführt, die entweder nur in einzelnen Individuen gezogen wurden und/oder nicht gezüchtet werden konnten, so daß keine oder nur beschränkte Aussagen über ihre Biologie möglich sind. Da die meisten Zuchten als Einzelzuchten angelegt waren, sollten die Wirtsangaben aber gesichert sein. Zumindest bei *Biosteres wesmaelii* (Haliday), *Pentapleura fuliginosa* (Haliday) und bei *Spalangia erythromera erythromera* Förster. bleibt die Frage offen, ob diese Arten häufiger im Bereich des Strandanwurfs vertreten sind, oder ob es sich hier um Zufallsparasitierungen von zugewanderten, polyphagen Parasitoiden handelt.

Trichopria nigra (Nees) (= *T. inermis* (Kieffer)) (Diapriidae) wurde aus Freiland-Proben lediglich einmal Mitte August 1984 gezogen. Dabei schlüpften aus einem *F. tergina*-Puparium 9 Imagines, 5 Weibchen und 4 Männchen. Die erste Paarung erfolgte 36 Stunden nach dem Schlüpfen. *T. nigra* ist ein gregärer Puppen-Endoparasit. Etwa 4 Tage nach dem Schlüpfen begannen die Weibchen Tönnchen von *F. tergina* und *C. frigida* anzustechen. Puparien von *T. zosterae* wurden nicht parasitiert. Bei Sektionen fanden sich 5—8 sehr kleine Eier innerhalb der Wirtspuppe. In Proben, die später seziert wurden, konnten bis zu 18 Parasitoiden-Puppen in Tönnchen von *F. tergina* und bis zu 22 Puppen in solchen von *C. frigida* nachgewiesen werden. Sie hatten nur einen Teil des Wirtes verwertet und lagen in den feuchten Resten. Unter Laborbedingungen schlüpften die ersten Imagines 4—5 Wochen nach der Eiablage. Die runden Schlupföffnungen in der Wandung der Puparien sind sehr

klein und somit leicht von denen anderer Parasitoiden zu unterscheiden. Außerdem erzeugen die Imagines von *T. nigra* in einem Puparium mehrere Schlupföffnungen, die sich über das ganze Tönnchen verteilen (Abb. 2). Nach Nixon (1980) findet sich *T. nigra* in England, Deutschland, Schweden, in der Schweiz und Frankreich und wurde bislang aus Puparien von *Brachicoma devia* (Fallén) (Sarcophagidae), aus Nestern von *Bombus pascuorum* (Scop.) sowie aus Puparien von *Mesembrina meridiana* (L.) (Muscidae) und *Lucilia sericata* (Meig.) (Calliphoridae) gezogen.

Trichopria suspecta (Nees) (= *T. cystera* (Ruthe) (Diapriidae): 15 Individuen dieser Art schlüpften aus einer Massenprobe von *F. tergina*-Puparien, die Mitte Oktober 1984 eingebracht wurde. Aus weiteren Proben konnte *T. suspecta* nicht gezogen werden.

Biosteres wesmaelii (Haliday) (Braconidae) fand sich in den Proben vom Februar 1984 lediglich in einem Exemplar und trat im weiteren Jahresverlauf nicht mehr auf. Nach Thompson (1953) wurde *B. wesmaelii* in Frankreich aus Puparien der Rübenfliege *Pegomya hyoscyami* (Panzer) (Anthomyiidae) und in Kiel aus solchen der Ampferfliegen (*P. bicolor* (Wied.), *P. nigritarsis* (Zett.)) (Schneeberg, mdl. Mitt.) gezogen. Mit Sicherheit handelt es sich um einen Larvenparasiten, der erst aus dem Wirtspuparium schlüpft, wie dies für alle Opiinae typisch ist.

Auch von *Pentapleura fuliginosa* (Haliday) (Braconidae) wurden nur aus den Februar-Proben 2 Exemplare gezogen. Nach Fischer (1970) wurde diese Art aus *Scaptomyza ?disticha* Duda [Syn. von *pallida* (Zett.)] (Drosophilidae) im Rheinland erhalten. Sie ist in Irland, England, Deutschland, Polen und Österreich verbreitet und ein Larvenparasit, der aber, wie alle Alysiinen, erst aus den Wirtspuparien schlüpft.

Spalangia erythromera erythromera Förster (Pteromalidae) schlüpfte nur vereinzelt aus den Winterproben von *F. tergina*; eine Weiterzucht gelang nicht. Als weiterer Wirt wird bei Graham (1969) *Lonchaea cariecola* Czerny [Syn. von *fugax* Becker] (Lonchaeidae) genannt. In München fanden sich Individuen an Fenstern in der Nähe von Tierkadavern, die für Sammlungen präpariert wurden, in der Tschechoslowakei in Ställen in der Nähe von Dunghaufen. In England beobachtete Graham Imagines auf Blüten von Umbelliferen, besonders auf *Angelica sylvestris* und in der Nähe von Weidetieren. Offenbar handelt es sich bei *S. e. erythromera* um einen Parasiten, der weit verbreitet ist und Puparien von Dipteren in verrottenden tierischen und pflanzlichen Substraten parasitiert.

Larven der Gattung *Aleochara* Fauv. (Coleoptera, Staphylinidae) leben im Strandanwurf ektoparasitisch von Dipterenpuppen in deren Puparien. In England konnten 5 Arten dieser Gattung im Strandbereich nachgewiesen werden (Moore & Legner 1976). *A. algarum* Fauv. wird von Backlund (1945) von den schwedischen Küsten erwähnt. Aus den Winterproben 1984 konnte ein Exemplar von *A. algarum* aus *F. tergina* gezogen werden. Möglicherweise waren die meisten Imagines zu diesem Zeitpunkt bereits geschlüpft. Erst im Spätsommer traten wieder erste Exemplare in Puparien von *F. tergina* und *C. frigida* auf. Ende September war *A. algarum* in einer Probe von *F. tergina* mit ca. 6 % Befall vertreten. *A. algarum* war im Untersuchungsgebiet der einzige Puppenparasit, der auch Puparien, die im Sand eingegraben waren, befallen konnte. Eine ausführliche Übersicht über die parasitoiden Aleocharinae und ihre Wirte findet man bei Peschke & Fuldner (1977).

Diskussion

Der Lebensraum Strandanwurf kann, wie auch Dung, Aas oder Pilze, zu den unvorhersagbaren Ressourcen gerechnet werden. Eine „unpredictable resource" stellt besondere Anforderungen an die sie ausbeutenden Organismen. So ist der Strandanwurf in Bezug auf Häufigkeit, Ausmaß, Lagekonstanz und Zusammensetzung zeitlich und räumlich großen Schwankungen unterworfen und durch ein stetiges An- und Abspülen gekennzeichnet. Dazwischen liegen oft wochenlange Perioden, in denen der Anwurf ganz fehlt. Je nach Ausmaß kann man zwei Typen unterscheiden: größere Anwurfhaufen, die ein eigenes Mikroklima aufweisen, und dünne Bänder, die besonders in den oberen Bereichen des Strandes rasch austrocknen.

Im Kieler Raum konnten nur *Fucellia tergina*, *Coelopa frigida* und *Thoracochaeta* spp. als charakteristische Anwurf-Fliegen nachgewiesen werden. Das Fehlen von weiteren Arten, wie z. B. *Coelopa pilipes* Hal., *Heterocheila buccata* und *Orygma luctuosum*, dürfte an der geringen Lagekonstanz und an der Zusammensetzung des Anwurfs liegen. So dominierten im Kieler Raum zum Zeitpunkt der Untersuchungen vor allem Grün- und Rotalgen, während Braunalgen (ein bevorzugtes Brutsubstrat für viele Arten) nur in geringen Mengen vertreten waren.

Die Anwurffliegen sind morphologisch und ökologisch an die unvorhersagbare Ressource „Strandanwurf" angepaßt. Imagines von *C. frigida* und *F. tergina* sind durch ihre relativ lange Lebenserwartung von 2—3 Monaten in der Lage, auch längere Zeiten ohne Brutsubstrat zu überbrücken. Hinzu kommt, daß Wanderflüge (wie bei Coelopiden nachgewiesen) und eine kurze Larvalentwicklung (begünstigt durch hohe Substrattemperaturen) ein rasches Auffinden und Ausnutzen der Ressource garantieren. Außerdem erzeugen alle untersuchten Arten mehrere Generationen pro Jahr. Dadurch, daß sich die Larven teilweise im Sand verpuppen, wird bei ungünstigen Witterungsbedingungen ein Abspülen der Population vermieden, und es verbleiben zumindest einige Individuen zum Neuaufbau. Das Verpuppen im Sand schützt zusätzlich vor den meisten Tönnchenparasiten. Nur *Aleochara* spp. sind in der Lage, eingegrabene Puparien zu befallen.

Als Antagonisten der „Strandfliegen" sind die Parasiten mit 10 gezogenen Arten relativ artenreich. Von diesen dominierten vor allem *Aphaereta minuta*, *Phygadeuon cylindraceus*, *Eupteromalus fucicola* und *Urolepis maritima*. Allerdings waren auch deren Parasitierungsraten im Jahresgang relativ gering. Fand sich bei überwinternden Dipteren-Puparien im Februar 1984 noch eine Parasitierungsrate durch *A. minuta* von bis zu 46 %, so lag die Befallsrate in der neuen Wirtsgeneration im Frühjahr nie über 10 % und stieg bei den Sommerbruten erst Mitte September auf 15 % an. Dies galt auch für *P. cylindraceus*, *E. fucicola* und *U. maritima*, deren Parasitierungsraten vom Frühling bis zum Herbst 1984 nie das 3%-Niveau überschritten.

Die Parasiten sind, mit Ausnahme von *Aleochara algarum*, viel weniger an diese unvorhersagbare Ressource angepaßt als ihre Wirte. Anscheinend können sie nur dann größere Populationen aufbauen, wenn Anwurf mit einem ausreichenden Wirtsangebot über einen längeren Zeitraum verfügbar ist, während dem sich die Population „aufschaukeln" kann. Dies zeigen sowohl eigene Aufsammlungen im Spätwinter 1983/84 wie auch Angaben von Backlund (1945), wonach Puparien von *H. buccata* zu 86.1 % parasitiert waren. Ebenso berichtet Ardö (1957), allerdings ohne Angaben

von Daten, daß in tiefgründigen Anwurfhaufen, in denen sich mehrere Generationen von *C. frigida* entwickelten, ein starker Anstieg der Parasitierung zu verzeichnen war. Er vermutet, daß in solchen Fällen ein Abschwemmen ganzer Wirts-Populationen und eine damit notwendigerweise verbundene Neubesiedlung für die Wirte durchaus vorteilhaft sein kann, um den Parasiten möglichst zu „entkommen".

Ein weiterer Grund für geringe Parasitierungsraten dürfte in der Struktur des Anwurfs liegen. Wie bereits erwähnt, herrschte im Untersuchungsgebiet vorwiegend ein sehr nasser Anwurf vor, der auch oft wieder abgespült wurde. Hinzu kommt die Schwierigkeit für die Tönnchenparasiten, in der Sandschicht eingegrabene Wirtspuparien zu lokalisieren.

Die im Strandanwurf nachgewiesenen Parasiten kann man in zwei Gruppen einteilen: Arten, die an die Meeresstrände gebunden sind, (*P. cylindraceus*, *E. fucicola*, *A. algarum*), und Arten, die auch landeinwärts im Anspülicht von Binnenseen bzw. in anderen saproben Lebenräumen vorkommen (*A. minuta*, *Biosteres wesmaelii*, *Pentapleura fuliginosa*, *U. maritima*, *Trichopria nigra*, *Spalangia erythromera*). So ist *A. minuta* auch aus aas- und exkrementbewohnenden Schmeißfliegen bekannt und kann bei einem Mangel an Strandanwurf landeinwärts auf solche Habitate ausweichen. *E. fucicola* scheint stärker an den Strandbereich gebunden zu sein. Diese Art schmarotzt aber auf verschiedenen Dipterenfamilien und ist deshalb von der Abundanz einzelner Arten unabhängig. Auch *P. cylindraceus* befällt verschiedene Dipterenfamilien. Hinzu kommt eine ausgeprägte Vagilität (Horstmann 1970), die dieser Art das Aufsuchen geeigneter Wirtsaggregationen erleichtert.

Der Larvenparasit *A. minuta* war zum Zeitpunkt der Untersuchung die dominierende Art, deren biologischer Vorteil in dem Vermögen liegt, auch Wirte in den tiefgründigeren feuchten Anwurflagen zu lokalisieren. Eine Hilfe sind hierbei die exodonten Mandibeln, die den Grabvorgang unterstützen. Trotzdem lag aber auch bei dieser Art die Parasitierungsrate in trockeneren Anwurfbereichen über der von den nassen Schichten. So waren Mitte September 1984 im nassen Bereich nur 2.1 % der *F. tergina*-Larven befallen, in einer trockeneren Zone, nur 50 m davon entfernt, jedoch 14.8 %. Ähnliches ließ sich auch in den Vormonaten beobachten (Mitte Juni: 1.3 % zu 7.1 %; Mitte August: 0.9 % zu 8.1 %; Anfang September: 0 % zu 4.2 %). Die anderen untersuchten Tönnchen-Parasitoide waren in noch stärkerem Maße auf trockenere und lockere Bereiche angewiesen. Hier verpuppte sich ein größerer Anteil der Wirte im Anwurf als im Sand, wo sie von den Parasitoiden nicht lokalisiert werden konnten.

Im Bereich des Strandanwurfs sind neben Larvenparasiten auch Puparien-Parasiten vertreten. Die meisten Schmarotzer sind solitär, nur *A. minuta* ist eindeutig gregär, *E. fucicola* kann als potentiell gregäre Art eingestuft werden. Die untersuchten Parasiten sind alle oligophag bis polyphag. Dabei ist eine ökologische Wirtsspezifität, also eine Einnischung auf Fliegen verschiedener Familien, aber des gleichen Lebensraumes, stärker ausgeprägt als eine Spezialisierung auf taxonomisch verwandte Wirte. In diesem Zusammenhang bliebe zu untersuchen, ob z. B. Individuen einer *A. minuta*-Population auf Dung im Vergleich zu solchen aus dem Strandanwurf noch zu derselben Art gerechnet werden können. Hierzu könnten vergleichende Tests der Wirtsspezifität und der Parasitierungs-Effektivität sowie elektrophoretische und populationsgenetische Untersuchungen Aufschluß geben.

Der Parasitenkomplex der Strandfliegen kann in seiner Zusammensetzung mit dem Parasitenspektrum dung- und aasbewohnender Dipteren verglichen werden. So findet man in diesen Lebensräumen Vertreter der gleichen Familie (z. B. verschiedene Alysiinen), der gleichen Gattung (z. B. *Phygadeuon*, *Spalangia*, *Urolepis* und *Aleochara*) bzw. sogar identische Arten wie *A. minuta* (vergl. Legner et al. 1976, Thompson 1953), was die ökologische Ähnlichkeit solcher Kleinlebensräume unterstreicht.

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich herzlich bei Herrn Prof. Dr. H. Pschorn-Walcher bedanken, der mir bei der Konzeption und Durchführung der Arbeit hilfreich zur Seite stand. Des weiteren gilt mein Dank Herrn Dr. F. Sick, der mich in allen technischen Fragen unterstützte. Für die freundliche Hilfe bei der Determination der parasitischen Hymenopteren danke ich den Herren Dr. R. R. Askew (Manchester), Dr. K. Horstmann (Würzburg), Dr. L. Huggert (Lund) und Dr. M. Fischer (Wien).

Zusammenfassung

Im Anwurf der Kieler Förde wurden 1984 die dort dominierenden Strandfliegen-Arten *Fucellia tergina* (Zett.) (Anthomyiidae) und *Coelopa frigida* (F.) (Coelopidae) auf ihre Parasiten hin untersucht. Insgesamt konnten 10 Parasitoiden-Arten gezogen werden. Davon wurden 5 parasitische Hymenopteren, die gleichzeitig die Hauptparasiten darstellen, in Laborzucht gebracht und ihre Biologie näher studiert. Es handelt sich um den Larvenparasiten *Aphaereta minuta* (Nees) (Braconidae) und um die Puppenparasiten *P. cylindraceus* Ruthe (Ichneumonidae), *Urolepis maritima* (Walk.), *Eupteromalus fucicola* (Walk.) (Pteromalidae) und *Trichopria nigra* (Nees) (Diapriidae). Die Parasiten *Biosteres wesmaelii* (Hal.), *Pentapleura fuliginosa* (Hal.) (Braconidae), *Spalangia erythromera erythromera* Först. (Pteromalidae), *Trichopria suspecta* (Nees) (Diapriidae) und *Aleochara algarum* Fauv. (Staphylinidae) traten nur in wenigen Exemplaren auf. Bedingt durch die Sturmfluten im Februar 1984 wurden große Teile der überwinternden Populationen abgeschwemmt. Dies könnte der Grund dafür gewesen sein, daß Parasitierungsraten von maximal 46 % durch *A. minuta* in überwinternden Puparien von *F. tergina* später nicht mehr auftraten. Vielmehr baute sich die Parasitenpopulation nur langsam wieder auf und erreichte im Herbst 1984 eine maximale Parasitierungsrate von 15 %. Zudem konnte gezeigt werden, daß die Parasitierung abhängig von der Zusammensetzung des Anwurfs ist.

Literatur

Ardö, P. (1957): Studies in the marine shore dune ecosystem with special reference to the Dipterous fauna. — Opusc. ent., Suppl. 14: 1—225.

Askew, R. R. (1968): Considerations on speciation in Chalcidoidea. — Evolution 3: 642—645.

Backlund, H. O. (1945): Wrackfauna of Sweden and Finland. — Opusc. ent., Suppl. 5: 1—236.

Baines, S. & L. H. Finlayson (1949): Record of an Ichneumon attacking *Spathiophora* (Dipt. Cordyluridae) in sewage filter beds. — Ent. mon. Mag. 85: 150—151.

Berner, L. (1948): Ethologie de *Fucellia maritima*. — Bull. Mus. Hist. natur. Marseille 4: 183—201.

Dobson, T. (1974): Studies on the biology of the kelp-fly *Coelopa* in Great Britain. — J. nat. Hist. 8: 155—177.

— (1976): Seaweed flies (Diptera: Coelopidae, etc.). — In: Cheng, L. (Ed.): Marine insects, North-Holland Pub. Comp., Amsterdam.

Dürkop, H. (1934): Die Tierwelt der Anwurfzone der Kieler Förde. — Schr. Naturwiss. Verein Schlesw.-Holst. 20: 480—540.

Egglishaw, H. J. (1960): Studies on the Family Coelopidae (Diptera). — Trans. R. entomol. Soc. London 112: 109—140.

— (1961): Mass migrational flights of *Coelopa frigida* (Fabricius) and *Coelopa pilipes* Haliday (Diptera, Coelopidae) and *Thoracochaeta zosterae* Hal. (Diptera, Sphaeroceridae). — Entomologist, Jan.: 11—18.

Evans, A. (1933): Comparative observations on the morphology and biology of some Hymenopterous parasites of carrion-infesting Diptera. — Bull. ent. Res., 24: 385—405.

Fischer, M. (1967): Revision der Burgenländischen Arten der Gattung *Synaldis*, *Aphaereta* und *Alysia* (Hymenoptera, Braconidae, Alysiinae). — Wiss. Arbeiten Bgld. 38: 92—135.

— (1970): Die Alysiini der Steiermark (Hymenoptera, Braconidae). — Mitt. Abt. Zool. Bot. Joanneum 34: 1—44.

Graham, M. W. R. De V. (1969): The Pteromalidae of Northwestern Europe (Hymenoptera, Chalcidoidea). — Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.), Ent. Suppl. 16.

Griffiths, G. C. D. (1964): The Alysiinae (Hym. Braconidae) parasites of the Agromyzidae (Diptera). I. General questions of taxonomy, biology and evolution. — Beitr. Ent., 14: 823—914.

Hennig, W. (1976): Anthomyiidae. — In: Lindner, E. (Ed.), Die Fliegen der palaearktischen Region, Bd. VII, 1, Schweizerbart, Stuttgart.

Horstmann, K. (1970): Ökologische Untersuchungen über die Ichneumoniden der Nordseeküste Schleswig-Holsteins. — Oecologia (Berl.) 4: 29—73.

Legner, F. F., I. Moore & G. S. Olton (1976): Tabular keys & biological notes to common parasitoids of synanthropic Diptera breeding in accumulated animal wastes — Ent. News, 87, 3 & 4: 113—144.

Marshall, S. A. (1979): A study of the wrack Diptera community at St. Andrews. — New Brunswick M. Sc. Thesis, Carleton Univ., Ottawa, Ontario.

Möller, J. (1965): Ökologische Untersuchungen über die terrestrische Arthropodenfauna im Anwurf mariner Algen. — Z. Morph. Ökol. Tiere 55: 530—586.

Moore, I. & E. F. Legner (1976): Intertidal rove beetles (Coleoptera; Staphylinidae). — In: Cheng, L. (Ed.), Marine insects, North-Holland Publ. Comp., Amsterdam.

Nixon, G. E. J. (1980): Diapriidae (Diapriinae) (Hymenoptera, Proctotrupoidea). Handbooks for the Identification of British Insects, Vol. VIII, Part 3, Roy. Ent. Soc. London.

Peschke, K. & D. Fuldner (1977): Übersicht und neue Untersuchungen zur Lebensweise der parasitoiden Aleocharinae (Coleoptera; Staphylinidae). — Zool. Jb. Syst., 104: 242—262.

Remmert, H. (1955 a): Ökologische Untersuchungen über die Dipteren der Nord- und Ostsee. — Arch. Hydrobiol. 51: 1—53.

— (1955 b): Substratbeschaffenheit und Salzgehalt als ökologische Faktoren für Dipteren. — Zool. Jb. Syst. 83 (6): 453—474.

— (1960 a): Der Strandanwurf als Lebensraum. — Z. Morph. Ökol. Tiere 48: 461—516.

— (1960 b): Lebensformtypen bei Strandfliegen. — Zool. Anz. 165: 432—438.

— (1961): Zur Kenntnis von *Coelopa pilipes* Haliday (Diptera, Coelopidae). — Mitt. Zool. Mus. Berlin 37 (1): 147—158.

— (1965): Distribution and ecological factors controlling distribution of the European wrack fauna. — Bot. Gothobergensia III. Proc. V. Marine Biol. Symp. Gotheberg: 179—184.

Strenzke, K. (1963): Die Arthropodensukzession im Strandanwurf mariner Algen unter experimentell kontrollierten Bedingungen. — Pedobiologia 3: 95—141.

Thompson, U. (1951): Studies on the genetics and ecology of *Coelopa frigida* (Fabricius). Ph. D. Thesis, Univ. Durham.

Thompson, W. R. (1953): A Catalogue of the Parasites and Predators of Insect Pests. — Section 1 (Parasite Host Catalogue), Part 2 (Parasites of the Dermaptera and Diptera).

Wingo, C. W. (1970): Laboratory adaptation of an indigenous braconid parasite to the face fly. — J. econ. Entomol. 63: 748—751.

Werner Heitland, Lehrstuhl für Ökologie, Zoologisches Institut der Universität Kiel, Biozentrum, D-2300 Kiel.